

隐翼科花粉形态的研究*

韦仲新 李德铎

(中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650204)

摘要 报道了隐翼科 *Crypteroniaceae* 花粉形态及其外壁超微结构, 并与广义的隐翼科其它属的花粉进行比较。研究表明, 该科的隐翼属 *Crypteronia* 以长椭圆形的极面观、近乎四棱形的赤道面观, 2 孔沟的萌发孔和较厚的外壁内层明显地区别于其它属的花粉。如 *Axinandra* 属、*Dactylocladus* 属和 *Rhynchocalyx* 属的花粉为圆六角形(极面观), 具 3 孔沟和 3 假沟; *Alzatea* 属花粉为圆三角形(极面观), 具 3 孔沟。此外, 这 4 个属的花粉均具有薄的外壁内层, 花粉较大, 为 *Crypteronia* 属花粉的 2 倍以上。孢粉学支持把隐翼科作单模式科处理, 即只包括隐翼属, 不宜包括其它 4 个属。

关键词 花粉形态, 隐翼科, 隐翼

POLLEN MORPHOLOGY OF CRYPTERONIACEAE

WEI Zhong-Xin, LI De-Zhu

(Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204)

Abstract The pollen of *Crypteroniaceae* was examined with LM, SEM and TEM, and a comparison was made between *Crypteronia* and the other four related genera: *Axinandra*, *Dactylocladus*, *Rhynchocalyx* and *Alzatea*. The result showed that the pollen grains of *Crypteronia* are different remarkably from those of other four genera by having elliptic shape in polar view and nearly tetragonal shape in equatorial view, dicolporate, syncolpate, with two endoapertures situated at the opposite ends of the long equatorial axis, the pollen wall consists of thick endexine (2.5—3 μm) and very thin foot layer (less than 1 μm) in *Crypteronia*. The pollen grains of *Axinandra*, *Dactylocladus* and *Rhynchocalyx* are round hexangular shape in polar view, 3-colporate and 3-pseudocolpi, while the pollen in *Alzatea* is round triangular shape in polar view, 3-colporate. The pollen grains of these four genera have thin endexine in wall composition (less than 1 μm). Palynology supports to treat the *Crypteroniaceae* as a monotypic family, i.e., only including *Crypteronia*.

Key words Pollen morphology, *Crypteroniaceae*, *Crypteronia paniculata*

隐翼科 *Crypteroniaceae* 范围, 有些作者把它作为单模式科处理, 只有隐翼属 *Crypteronia* 共 4 种, 分属于我国、印度、马来西亚等^[1-2]。也有学者把 *Dactylocladus* Oliv. 属放在该科内^[3]。甚至还有把该科扩大到 5 个属, 即 *Crypteronia*, *Dactylocladus*, *Alzatea*, *Axinandra*, *Rhynchocalyx* 等属^[4-6]。并把隐翼

科分成两个亚科, 即隐翼亚科 *Crypteronioidea* 及 *Alzateioidea* 亚科。前两属置于隐翼亚科, 后 3 属放入 *Alzateioideae* 亚科。

隐翼科花粉形态的研究国外有过报道^[4,7,8]。但对其花粉形态的描述, 尤其外壁纹饰特征和外壁超微结构的描述因不同的作者而异。有些描述甚至与实际不符。作者在前人工作的基础上, 对该科花粉进行了深入的研究, 特别是对外壁超微结构和层次的厚度方面。并纠正了某些错误的解释^[4]。之所以在外壁超微结构的解释上出现某些错误, 可能是由于该科花粉太小(只有几微米), 在制作外壁超薄切片时甚为困难, 加之染色不理想, 使各层次的界线模糊不清, 尤其基层与外壁内层分界不清楚, 造成解释上的错误^[4]。本文以完好而清晰的超薄片及图象真实地展现出隐翼科花粉的表面纹饰及外壁的结构层次, 正确地解释和阐明该科花粉的形态特征及其超微结构, 并与相关类群的花粉进行了比较, 初步讨论了它们的分类系统问题。

材料与方 法

花粉材料 (*Crypteronia paniculata*) 采自中国科学院昆明植物研究所标本室(KUN)的干标本。花粉先经 5% 的 KOH 处理, 然后按 G. 额尔特曼的醋酸酐分解法分解和制片。花粉大小以测定 20 粒为准。取其极轴、最长和最短赤道轴的平均值。扫描材料的制备过程为: 把经过分解处理的花粉水洗后, 用酒精逐级脱水, 最后把业已 100% 酒精处理的花粉置于样品台上, 喷膜和观察照相。观察用电镜为 S-450 型。透射电镜材料的制备为: 把醋酸酐处理的花粉用 1% 的琼脂进行预包埋, 按 30% 到 100% 的酒精系列逐级脱水, 后用 100% 的丙酮再脱水 2—3 次。经脱水的花粉琼脂混合液用 Spurr 低粘度树脂进行渗透和包埋, 制成包埋块, 置于 70℃ 的烘箱中烘 8 小时, 使之包埋块完全聚合与固化。包埋块经修理后用玻璃刀进行超薄切片, 并用 1% 的 KMnO_4 对片进行染色, 然后在 H-600 型电镜下进行观察和照相。

观察结果

1. 花粉形态特征

花粉粒左右对称, 具 2 孔沟及与沟相间的 2 个浅而宽的凹陷面(有人称假沟), 2 沟在极面上连合, 形似一环形沟; 凹陷面则不在极面相连。极轴长 5—6 μm , 长赤道轴 7—8 μm , 短赤道轴 4—5 μm 。极面观椭圆形, 赤道面观为近四棱形。外壁表面从近乎光滑至具小纹孔甚至局部地方具粗糙的颗粒状纹饰。在沟与凹陷面之间表面近乎光滑并有较稀的小纹孔分布, 凹陷面及沟两旁则以粗糙的颗粒状纹饰为主。外壁外层略厚于外壁内层。

本科按传统划分仅 1 属隐翼属 *Crypteronia*, 共 4 种, 分布于中国的仅 1 种 *C. paniculata* (隐翼)。其花粉形态特征同上所述。其它 3 种的花粉形态^[4]与 *C. paniculata* 略有不同, 表现为: *C. cumingii* 的花粉表面几乎全部光滑, 纹孔不明显, 也没有明显的粗糙颗粒状纹饰; *C. griffithii* 的花粉表面较粗糙, 大部分表面为颗粒状纹饰, 仅在隆起的狭长的沟间区近乎光滑; *C. macrophylla* 则整个花粉表面均为粗糙的颗粒状纹饰。它们的极轴及长短赤道轴的长度则没有什么差异。

2. 花粉外壁的超微结构特征

本文以 *C. paniculata* 为例阐述其结构特征。其外壁分层明显, 从外至内可以分为电子密度大的外壁外层(ektexine)及电子密度小的外壁内层(endexine)。在沟间区外壁外层厚而发达, 在萌发孔下方及其周围则几乎不发育, 凹陷区外壁外层的发育也很差(图版 I: D—G)。与此相反, 外壁内层在萌发孔下方及凹陷区都很发达, 尤其在萌发孔区, 几乎全为外壁内层, 基层甚薄。其各层次的厚度分别为: 就沟间区而言, 复盖层厚达 0.15 μm , 柱状层 0.1 μm , 基层仅 0.05 μm 。整个外壁外层(以上三者构成外壁

外层) 约 $0.3\ \mu\text{m}$, 而外壁内层约为 $0.2\ \mu\text{m}$, 为外层厚的 $2/3$ 左右。越靠近凹陷区及萌发孔区, 外壁外层越来越薄, 尤其基层由厚到薄的变化非常明显, 在萌发孔上方, 复盖层及柱状层已不存在, 仅有很薄的一基层, 其余全为外壁内层。在凹陷区, 复盖层已为分散的颗粒状结构所替代, 柱状层已消失, 基层也仅为很薄的一层, 而外壁内层则很发达, 达 $0.25\text{--}0.3\ \mu\text{m}$ 。

问题与讨论

1. 关于隐翼科花粉的萌发孔问题

有关隐翼花粉的萌发孔数目, 有些作者认为是具 2 合沟的^[4], 也有认为是 2 孔沟的^[7]。G. 额尔特曼则认为具 4 个凹沟, 其中 2 个通过极面与沟相联结, 另外较浅的 2 个处于赤道, 与花粉粒的最长轴平行^[8]。他同时还谈到沟的排列方向为子午线向, 存在环形沟, 两个小的内孔位于赤道短轴的两端。

我们参考上述作者的意见, 并结合我们的仔细观察以及其萌发孔区的凹陷区外壁超微结构分析, 认为隐翼的花粉粒为具 2 条长而在极面上连合的(真)沟, 在 2 沟的中央(赤道长轴的两端)各有一内孔, 故为 2 孔沟, 合沟。在沟间区则有具粗糙颗粒状纹饰的宽的凹陷面, 因这两个凹陷面较浅而宽, 与假沟和凹沟不同(一般窄而深)。从外壁的超薄切片看, 真沟下方的外壁仅由外壁内层及很薄的、隐约可见的基层所组成, 完全看不到复盖层及柱状层; 而在凹陷面的外壁, 除了外壁内层和基层外, 还有复盖层(但已呈现出分散的颗粒状结构)。此外, 真沟的中央有明显的内孔(图版 I: 8), 而凹陷区则无内孔。故此我们认为隐翼科的花粉粒为“具 2 孔沟(合沟)及 2 个浅而宽的凹陷面”。

2. 关于沟的排列方向及花粉粒形状

由于隐翼的花粉粒特别小, 形态又比较特殊, 因而有关沟的排列方向和形状的描述上, 各个学者不尽相同, G. 额尔特曼推测为子午线向排列, 存在环形沟, 两个小的内孔位于赤道短轴的两端^[4,8]。他没有具体描述花粉粒的形状, 只强调其左右对称, 具 4 个凹沟, 其中 2 个通过极面与沟联结, 另外较浅的 2 个位于赤道, 与花粉粒的最长轴平行^[4,8]。Muller 对于沟的排列方向未作具体说明, 但表示基本同意额尔特曼的解释。而在花粉形状的描述上很具体: “花粉粒纺锤形, 赤道轮廓椭圆形, 侧面观尖椭圆形, 中央轮廓圆四角形, 具有凹陷的边, 凹边是由于孔沟及假沟的凹陷而造成的^[4]。Patel 等人的描述为“花粉粒象个橄榄球, 两个内孔位于向外突出的两端, 极面观则椭圆形, 远离萌发孔或面对沟间区的侧面观亦为椭圆形, 而面对内孔侧面观为圆形到方形”。他认为沟的排列方向与赤道垂直, 而沟间区的凹沟则与赤道方向相同^[7]。

我们的研究认为, 隐翼花粉, 其沟的排列方向与 Patel 等人描述的一致。而对形状的描述则不同。极面观为近椭圆形, 赤道面观则四棱形, 而不是方形。内孔位于赤道长轴而不是赤道短轴的两端。

3. 关于花粉外壁的层次和结构特征

Muller 和 Patel 等人均不同程度地对该属不同种的花粉作过超微结构观察^[4,7]。但在 Patel 的报道中没有作详细的分层描述。而 Muller 的工作中, 由于外壁超微切片的制作不理想, 图版模糊不清, 尤其各层次的界线很难确定, 因而他在分层的描述以及各层次的厚度等无法反映客观实际, 甚至造成人为的错误(见文献[4]: 276—278 页及图版 VI: 1—4)。他报道为: 复盖层 $0.2\ \mu\text{m}$, 柱状层小柱长 $0.1\ \mu\text{m}$, 基层 $0.1\text{--}0.2\ \mu\text{m}$, 外壁内层除了在内萌发孔区有 $0.1\ \mu\text{m}$ 的颗粒状层存在外, 其它地区均少于 $0.1\ \mu\text{m}$ 厚^[4]。而我们的研究及实测的结果与上述有较大的出入, 表现在: ①基层极薄, $0.1\ \mu\text{m}$ 以下; 而不同于 Muller 的在 $0.1\text{--}0.2\ \mu\text{m}$; ②外壁内层厚而发达, 一般都在 $0.2\ \mu\text{m}$ 左右, 而在沟的下方或凹陷面下方其外壁内层厚度达 $0.25\text{--}0.3\ \mu\text{m}$, 个别地方甚至达 $0.35\ \mu\text{m}$, 远比 Muller 报道的 $0.1\ \mu\text{m}$ 厚得多。之所以出现这种差异, 可能是 Muller 的薄片由于外壁内层与基层之间的分界线太模糊, 甚至无法确定界限, 以至把部分外壁内层误作基层, 这样一来外壁内层只有很薄的一层(见文献[4]: 292 页, 图版 VI: 1—2)。Walker 曾指出

, 外壁内层和基层的存在与否以及它们的相对厚度(对应外壁其它层次而言)是系统发育研究中很有用的特征^[9,10]。一般说, 在被子植物中越是原始类群其外壁分层越不明显, 而且往往缺乏外壁内层。拿木兰科来说, 其花粉外壁的分层很差, 柱状层很不明显, 基层很薄, 而且缺乏外壁内层。该科最进化的类群鹅掌楸属(*Liriodendron* L.) 虽有柱状层的分化, 但尚未发育有外壁内层^[11]。作者在国产山龙眼科花粉和超微结构研究中曾提出, 把花粉形态特征, 尤其是花粉外壁纹饰和外壁的分层及其厚度作为区分山龙眼属(*Helicia* Lour.) 和假山龙眼属(*Heliciopsis* Sleum.) 的可靠依据, 这不仅具有实际意义, 而且很有说服力^[12]。从以上例子可以看出, 花粉外壁的层次结构及其各层次的厚度对于系统演化和分类学研究具有重要的意义, 其中外壁内层的存在与否在演化中尤为重要, 而在孢粉学研究中, 制作清晰的超薄片并精确测定各层次的厚度、阐明外壁的超微结构特征变得越来越重要, 这也是本项研究的主要目的之一。

4. 关于隐翼科的划分范围问题

本文开头已谈到, 有些作者把 *Dactylocladus* 属包括在隐翼科内, 如 Willis 等人^[3]。甚至个别作者把隐翼科扩大到 5 个属, 把 *Axinandra*, *Alzatea*, *Rhynchocalyx*, *Dactylocladus* 及 *Crypteronia* 全部置于隐翼科中。然而, 孢粉学的研究表明, *Crypteronia* 与其它 4 个属在花粉形态上有着显著的差异, 表现在花粉大小、形状、萌发孔数、外壁纹饰及外壁各层次的厚度等多个方面。例如在 *Axinandra* 属的 *A. beccariana*, 其花粉粒为球形至近长球形, 极面观为圆六角形, 具 3 孔沟和 3 假沟; 极轴长 13—15 μm , 赤道轴长 13—15 μm , 外壁表面为细疣状纹饰; 外壁各层的厚度分别为复盖层从 0.3 μm (沟间区) 到 0.1 μm (沟下方), 柱状层 0.05—0.1 μm , 基层 0.3 μm (沟间区), 外壁内层 0.05 μm (沟间区) 到 0.3 μm (沟下方)。 *Dactylocladus stenostachys* 的花粉形状和大小与前者很类似, 也是球形至近长球形, 极面观圆六角形, 具 3 孔沟和 3 假沟, 极轴长 13—15 μm , 赤道轴长 12—14 μm , 外壁纹饰为疣状, 其外壁各层次的厚度也与前者差不多。 *Rhynchocalyx lawsonioides* 花粉形态和萌发孔类型均与前两者相同, 为球形至长球形, 极面观圆六角形, 具 3 孔沟和 3 假沟, 但花粉较大, 极轴长达 19—20 μm , 赤道轴长 17—19 μm , 外壁表面为细疣状纹饰, 外壁各层次的厚度与前两者类同。 *Alzatea verticillata* 的花粉则与上述不同, 其形状虽为球形至长球形, 但极面观为三角形, 具 3 孔沟, 偶有 2 孔沟, 极轴长 17—19 μm , 赤道轴长 15—19 μm , 外壁表面光滑至具不规则的小纹孔^[4]。而隐翼 (*Crypteronia paniculata*) 的花粉与上述各属的花粉均有较明显的区别: 极面观椭圆形, 赤道面观为近四棱形, 具 2 孔沟及 2 个浅而宽的凹陷面 (有人称之为假沟), 2 沟在极面上相连。花粉粒特别小, 极轴长仅 5—6 μm , 长赤道轴 7—8 μm , 短赤道轴 4—5 μm , 还不到上述 3 属花粉的 1/2 大小。其外壁纹饰从光滑至具小纹孔及粗糙的颗粒状纹饰, 视不同部位而变化。其外壁层次的厚度也与上述各属有不同, 复盖层及基层都较薄, 但外壁内层却特别厚, 尤其在萌发孔区及凹陷区, 外壁内层厚达 0.25—0.3 μm 甚至还多。

以上资料表明, 把 *Dactylocladus*, *Alzatea*, *Axinandra* 及 *Rhynchocalyx* 等属与 *Crypteronia* 属并列组成广义的隐翼科 *Crypteroniaceae* 是不妥当的。孢粉学支持把隐翼科作为单模式科处理, 即只有单个属——隐翼属 *Crypteronia* Bl.

参 考 文 献

- [1] 侯宽昭. 中国种子植物科属词典(修订版). 北京: 科学出版社, 1982. 135.
- [2] 中国科学院植物研究所. 中国高等植物科属检索表. 北京: 科学出版社, 1979. 289.
- [3] Willis J C. A Dictionary of the Flowering Plant and Ferns. (8th. edition). Cambridge: The University Press, 1973. 310.
- [4] Muller J. Note on the pollen morphology of *Crypteroniaceae* s l. *Blumea*, 1975, 22(2): 275—294.
- [5] Van Beusekom—Osinga R J, Van Beusekom D F. Delimitation and subdivision of the *Crypteroniaceae* (Myrtales).

Blumea, 1975, 22(2): 255—266.

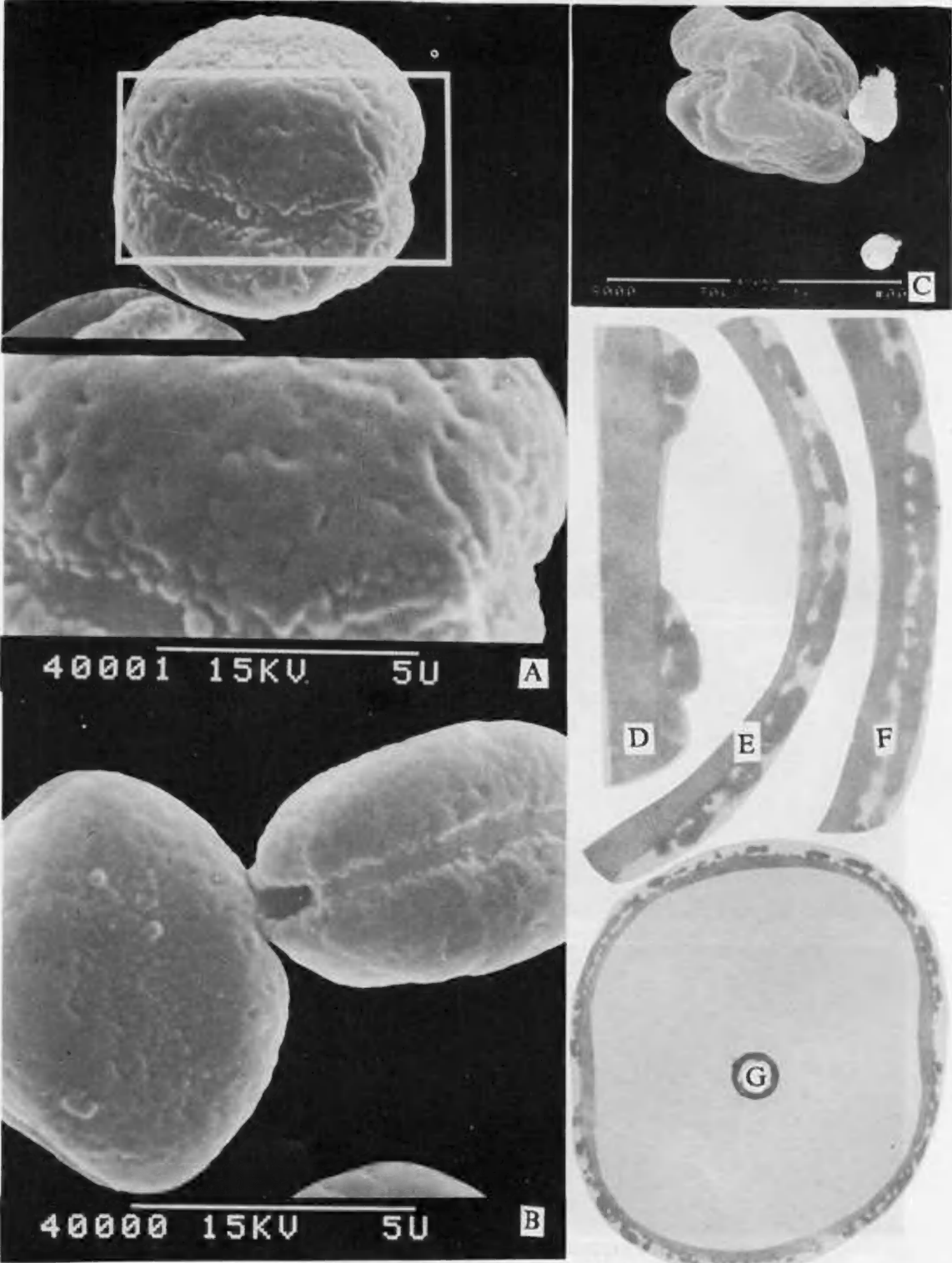
- [6] Van Vliet G J C M, Baas P. Comparative anatomy of the Crypteroniaceae s l. *Blumea*, 1975, 22(2): 175—195.
- [7] Patel V C, Skvarla J J, Raven P H. Pollen characters in relation to the delimitation of Myrtales. *Ann Missouri Bot Gard*, 1984, 71: 858—869.
- [8] G. 额尔特曼(王伏雄, 钱南芬译). 花粉形态与植物分类. 北京: 科学出版社, 1962. 107—108.
- [9] Walker J W. Comparative pollen morphology and phylogeny of the Ranalean Complex. In C. B. Beck(Ed.) origin and Early Evolution of Angiosperms. New York: Columbia University Press. 1975. 241—299.
- [10] Walker J W. Evolutionary significance of the exine in the pollen of primitive angiosperms. In Linnean Society Symposium series number 1. Academic Press. Royal Botanic Gardens Kew. 1976. 251—308.
- [11] 韦仲新, 吴征镒. 鹅掌楸属花粉的超微结构研究及其系统学意义. 云南植物研究, 1993, 15(2): 163—166.
- [12] 韦仲新, 徐廷志. 国产山龙眼科花粉形态及外壁超微结构的研究. 云南植物研究, 1993, 15(3): 269—274.

图版 I 说明

A—G *Crypteronia paniculata* A. 略为倾斜的极面观, 示沟及凹陷区; B. 图中左边花粉为侧面观, 示凹陷区及其粗糙的颗粒状纹饰; 右边花粉为略倾斜的极面观, 内孔位于赤道长轴的一端; C. 倾斜的赤道面观, 形态近乎四棱形; D. 萌发沟附近的花粉壁切片, 外壁内层厚, 基层极薄, $\times 40\ 000$; E. 沟间区花粉壁切片, 示复盖层, 柱状层及外壁内层 $\times 25\ 000$; F. 沟间区花粉壁切片 $\times 30\ 000$; G. 通过 2 个萌发孔的花粉切面, 萌发孔区的花粉壁缺复盖层和柱状层, 但具有厚的外壁内层及极薄的基层; 其它区域则存在复盖层及柱状层 $\times 10\ 000$

Explanation of plate I

Figs. A—G. *Crypteronia paniculata*. A. slightly inclined polar view, showing the colpus and the depressed area; B. the left one showing the depressed surface and granular sculpture, lateral view; the right one showing the edoaperture situated at one end of long equatorial axis; C. inclined equatorial view, showing nearly tetragonal shape; D. section of colpus area, showing thick endexine and extremely thin footlayer; E and F. sections of mesocolpium area, showing the tectum, columellae, footlayer and endexine, E $\times 25\ 000$, F $\times 30\ 000$; G. cross section cutting through the two colpi, $\times 10\ 000$.



See explanation at the end of text